Прикладные задачи нелинейной теории колебаний и волн



Изв. вузов «ПНД», т. 19, № 1, 2011 УДК 57.087

СИНХРОНИЗАЦИЯ КОЛЕБАНИЙ В ДИНАМИКЕ АНСАМБЛЕЙ КОРКОВЫХ НЕФРОНОВ

О.Н. Павлова, А.Н. Павлов, А.А. Анисимов, А.И. Назимов, О.В. Сосновцева

Путем анализа экспериментальных данных исследуется коллективная динамика ансамблей из нескольких десятков нефронов, расположенных на поверхности почки. На основе вейвлет-анализа изучается эффект захвата мгновенных частот и фаз колебаний, обусловленных механизмом канальцево-гломерулярной обратной связи. Показано, что в формировании кластеров синхронной динамики участвуют структурные элементы почки, относящиеся к разным нефронным «деревьям», а подстройка частот и фаз колебаний больших групп нефронов наблюдается только на определенных фрагментах экспериментальных записей. Установлено, что значительные группы нефронов, расположенных на разных участках поверхности почки, демонстрируют эффект синфазной синхронизации колебаний.

Ключевые слова: Нефроны, авторегуляция кровотока, вейвлет-анализ, синхронизация.

Введение

Синхронизация автоколебаний относится к числу фундаментальных явлений природы [1–6], многочисленные примеры которых хорошо известны в динамике биологических систем. В их числе можно упомянуть синхронизацию электрической активности нейронных ансамблей [11], синхронизацию сокращений сердца и ритма дыхания [21], вынужденную синхронизацию сердечного ритма периодическим звуковым или световым воздействием [22], кооперативную динамику популяций насекомых [19] и т.д.

Одним из примеров проявления эффекта синхронизации в функционировании объектов живой природы служит динамика нефронов – структурных элементов почки. Нефрон представляет собой объект размером порядка 100 мкм, принимающий участие в фильтрации крови и регуляции кровяного давления [10]. Для сравнения можно отметить, что почка человека содержит примерно миллион, а почка крысы – около тридцати тысяч нефронов. Расположение нефронов визуально напоминает дерево, на «ветках» которого обычно находятся от одного до трех таких элементов.

Организация нефронных «деревьев» в виде параллельных структур приводит к тому, что общий почечный кровоток делится между большим числом нефронов, и на каждый из них приходится только очень малая часть потока крови, поступающего через почечную артерию [11, 12].

Известно несколько механизмов авторегуляции почечного кровотока на уровне отдельных нефронов, среди которых выделяется канальцево-гломерулярная обратная связь (КГОС) [13, 14]. Данный механизм приводит к генерации автоколебаний давления жидкости с периодом примерно 30–40 секунд, которые регистрируются как в малых кровеносных сосудах (артериолах), так и в фильтрате, протекающем по канальцам нефрона. Согласно результатам экспериментальных исследований на крысах, соответствующие колебания различаются в норме и при гипертонии – при нормальном артериальном давлении они являются почти периодическими, а при повышенном давлении (генетическая форма гипертонии или искусственно вызванная гипертония Голдблетта) эти колебания становятся сильно нерегулярными (хаотическими) [15–18]. В связи с этим изучение динамики нефронов представляет собой одну из прикладных задач нелинейной динамики, а выявление причин хаотизации колебаний вызывает несомненный интерес для более глубокого понимания механизмов, приводящих к развитию почечной гипертонии.

Недавно проводившиеся исследования [19–21] продемонстрировали, что эффекты синхронизации колебаний давления жидкости в канальцах соседних структурных элементов почки в норме и при гипертонии различаются. Так, в случае патологии длительность участков захвата частот или фаз колебаний уменьшается примерно в 3–4 раза [21], а полная синхронизация колебаний парных нефронов сменяется частичной синхронизацией [19,20]. Однако до настоящего времени взаимная динамика изучалась лишь для случая малых ансамблей – парных нефронов или триплетов. Это было связано с двумя причинами – сложностью проведения экспериментов по одновременной регистрации сигналов большого числа структурных элементов почки и теоретическими представлениями, согласно которым синхронизация должна наблюдаться для нефронов, относящихся к одной междольковой артерии. Коллективная динамика больших групп нефронов до сих пор не рассматривалась, поэтому существует целый ряд открытых вопросов о взаимодействии структурных элементов почки, относящихся к разным нефронным «деревьям». Данная работа представляет собой одну из первых попыток изучения синхронизации ансамблей из нескольких десятков корковых нефронов, регистрируемых на поверхности почки крысы. Заметим, что проведение экспериментов *in vivo* возможно только на корковых нефронах, однако существующие сейчас экспериментальные возможности позволяют рассматривать динамику структурных элементов, расположенных на значительной части поверхности почки.

1. Методика исследования

1.1. Регистрация сигналов нефронных ансамблей. Для изучения коллективного поведения больших ансамблей нефронов в Институте Панум (Университет Копенгагена) были проведены несколько серий экспериментов на крысах, в рамках которых осуществлялась регистрация динамики структурных элементов на поверх-

ности почки. Первоначально регистрация проводилась с помощью инфракрасной камеры, позволяющей по изменению температурного режима анализировать скорость потока крови в артериолах. Однако применение такого метода не обеспечивало высокого качества регистрации динамики кровотока в микрососудах. Кроме того, по полученной видеозаписи температурного режима нельзя было установить, где находятся нефроны. Чтобы идентифицировать расположение структурных элементов на поверхности почки, с использованием микроскопа делалась фотография поверхности, и путем наложения фотографии на изображение, полученное с видеокамеры, можно было установить координаты расположения нефронов (в пикселях). Тем самым получалась информация о том, какие координаты выбрать для извлечения из видеофайла временной динамики, соответствующей каждому обнаруженному нефрону. Тем не менее, в связи с невысокой точностью данного способа регистрации коллективной динамики структурных элементов почки, в дальнейшем он не использовался.

В рамках последующих экспериментов применялся другой метод – лазерной спекл-интерферометрии (ЛСИ, в зарубежной литературе *laser speckle imaging*), который обеспечивает высокое пространственно-временное разрешение при регистрации скорости микрокровотока в распределенных в некоторой области пространства кровеносных сосудах [22, 23]. Этот метод имеет преимущество по сравнению с часто используемым в физиологических исследованиях методом лазерной доплеровской флуометрии (ЛДФ) [24]. Последний подход требует проведения сканирования для осуществления пространственного разрешения, а механическая процедура сканирования поверхности, представляющей интерес для исследования, ограничивает разрешающие способности метода ЛДФ. Сходные проблемы отмечались при рассмотрении альтернативного способа – изучения спеклов, меняющихся во времени [25, 26]. Метод лазерной спекл-интерферометрии к настоящему времени продемонстрировал свою эффективность при изучении кровотока в сетчатке глаза [27], мониторинге церебрального кровотока [28] и т.д. По аналогии с использованием инфракрасной камеры, данные лазерной спекл-интерферометрии дополнялись фотографией верхней поверхности почки, позволяющей установить расположение нефронов.

Экспериментальная база данных, записанных в институте Панум с применением ЛСИ-метода, включала сигналы ансамблей нефронов пятнадцати крыс. На верхней поверхности почки каждой крысы идентифицировалось от 40 до 100 нефронов в зависимости от эксперимента (для анализа выбирались только данные четко различимых нефронов). Временное разрешение метода составляло 1 Гц, что обеспечивало получение порядка 30–40 отсчетов на один характерный период колебаний, обусловленных механизмом КГОС. Длительность каждой записи составляла около 30 минут, в результате для каждого нефрона регистрировалось до 100 периодов ритма КГОС.

1.2. Анализ экспериментальных данных. Записанные экспериментальные данные анализировались на основе непрерывного вейвлет-преобразования, которое обеспечивает возможность изучения локальных изменений структуры сигналов [29, 30]. Если классический спектральный анализ дает информацию о частотном составе рассматриваемого процесса и характерных ритмах колебаний, то вейвлет-анализ позволяет извлекать информацию о таких характеристиках, как мгновенные амплитуды, мгновенные частоты и фазы ритмических процессов. Особенностями вейвлет-

анализа является использование базисных функций, локализованных во временной и в частотной областях, и наличие подвижного частотно-временного окна, меняющегося с масштабом наблюдения. Последнее отличает вейвлет-преобразование от оконного преобразования Фурье – вейвлетная функция имеет разную протяженность на низких и высоких частотах, и в этом случае быстрые изменения структуры сигнала анализируются по коротким фрагментам экспериментальной записи, а медленные – по более длительным.

Сравнительному исследованию фурье- и вейвлет-преобразований, а также деталям процедуры вейвлет-анализа сигналов посвящено большое количество монографий (например, [29–32]). Более того, вейвлеты стали восприниматься как стандартный метод цифровой обработки сигналов в самых разных областях науки и техники (свыше 3 миллионов ссылок в сети Интернет), поэтому в данной статье не будем останавливаться на деталях вейвлет-преобразования. Отметим лишь, что в качестве базисной функции в работе использовался вейвлет Морле

$$\psi(t) = \frac{1}{\pi^{1/4}}\, e^{j2\pi f_0 t}\, e^{-t^2/2},$$

центральная частота которого f_0 была выбрана равной единице. Процедура непрерывного вейвлет-преобразования и идентификации мгновенных частот и амплитуд колебательных процессов детально рассмотрена в [29,30], она неоднократно применялась и обсуждалась в наших предыдущих работах (например, [33,34]).

2. Результаты

Прежде чем приступать к рассмотрению кооперативного поведения больших ансамблей нефронов, обратимся к случаю динамики нескольких соседних структурных элементов почки. Как показано в работах [20, 21], для динамики взаимодействующих нефронов нормотензивных крыс характерны участки синхронизации, которые включают в среднем примерно 10–12 периодов ритма КГОС, причем фрагменты синхронных колебаний сменяются фрагментами несинхронного режима. Результаты отмеченных работ [20, 21] были получены по экспериментальным данным зависимостей давления в проксимальных канальцах нефронов (катетерный метод регистрации, обеспечивающий сравнительно низкий уровень помех). Чтобы продемонстрировать, что диагностика эффекта синхронизации не зависит от способа регистрации экспериментальных данных, на рис. 1 представлены временные зависимости мгновенных частот колебаний, вычисленные

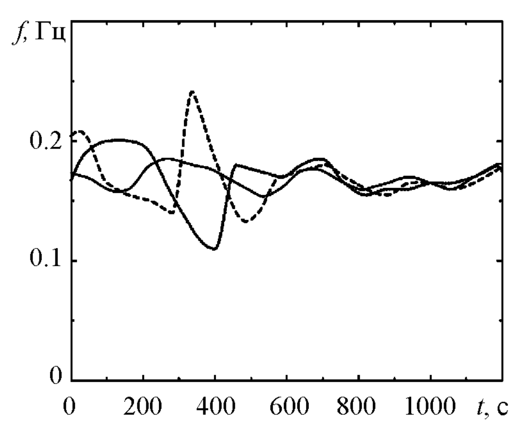


Рис. 1. Динамика мгновенных частот колебаний, обусловленных механизмом КГОС, для трех нефронов, расположенных на поверхности почки

по экспериментальным записям, полученным в рамках ЛСИ-метода. Для наглядности на этом рисунке изображены временные зависимости мгновенных частот только трех нефронов из числа тех, для которых наблюдаются синхронные колебания. Первоначально (в диапазоне примерно до 600 секунд) регистрируются случайные изменения мгновенных частот. Вторая часть представленных зависимостей (в диапазоне от 600 до 1200 секунд) соответствует случаю синхронной динамики, когда мгновенные частоты колебаний всех трех нефронов оказываются захваченными.

Наличие синхронизации колебаний малых групп соседних нефронов является ожидаемым результатом, более интересен ответ на другой вопрос – сколько нефронов могут синхронизовать свои колебания. Проводя изучение динамики структурных элементов на поверхности почки, мы лишены возможности заглянуть внутрь и изучать поведение нефронов, удаленных от поверхности. Мы можем лишь предполагать, что эффект синхронизации должен наблюдаться для нефронов в пределах одного «дерева», и эти предположения базируются как на общих соображениях (элементы, относящиеся к одному кровеносному сосуду, должны взаимодействовать между собой), так и на данных компьютерного моделирования [12]. Однако наличие большого числа корковых нефронов обеспечивает возможность изучения количества кластеров, которые можно идентифицировать на поверхности почки, а также определения числа структурных элементов, участвующих в формировании кластеров.

Проводя изучение динамики нефронных ансамблей, мы получили довольно неожиданный результат, состоящий в том, что захват частот колебаний наблюдается не только для соседних нефронов, но и для структурных элементов почки, находящихся на значительном расстоянии друг от друга и относящихся к разным нефронным деревьям! Один из примеров представлен на рис. 2, где разными символами отмечены элементы, принадлежащие двум разным кластерам синхронизации. В данном случае выбранное разрешение (600x600 пикселей) соответствует примерно 80% верхней поверхности почки.

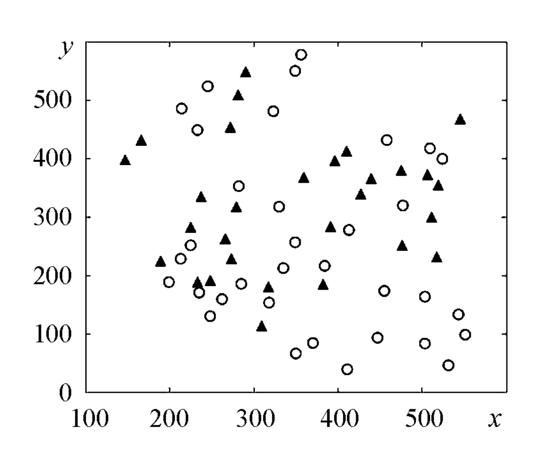


Рис. 2. Пример идентификации двух кластеров синхронной динамики, соответствующих колебаниям с частотами примерно 0.017 и 0.019 Гц

Как видно из приведенного рисунка, кластеры синхронной динамики нефронов не являются локализованными на поверхности почки и могут включать структурные элементы, расположенные на значительном расстоянии друг от друга. Кроме того, данные кластеры включают большое количество нефронов, а не малые ансамбли из нескольких элементов. Пример, приведенный на рис. 2, является наглядным, но не очень типичным – лишь в трех экспериментах из пятнадцати было зафиксировано наличие двух сосуществующих синхронных кластеров.

Более типичной является ситуация, когда идентифицируется только один кластер и часть нефронов, которые не демонстрируют синхронной динамики. В ходе проведенного статистического анализа нами было установлено, что от 10 до 60% корковых нефронов принимает участие в формировании синхронного кластера (в среднем около 40%). При этом кластер может существовать сравнительно небольшое время (около 8–10 периодов колебаний), после чего его размер уменьшается и часть нефронов выходит из синхронного режима.

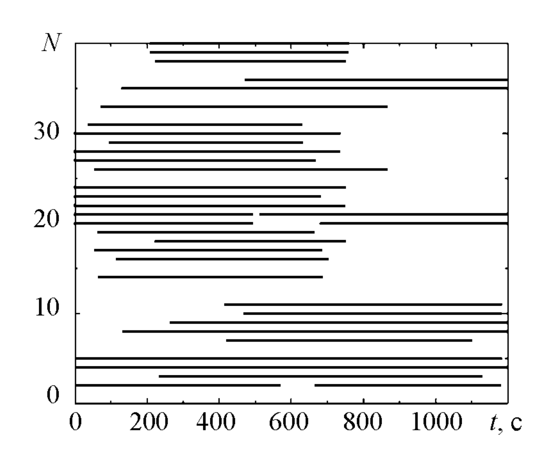


Рис. 3. Длительности участков синхронизации для каждого индивидуального нефрона (черные линии). По оси ординат отложен номер нефрона

Так как коллективная динамика структурных элементов почки носит нестационарный характер, наряду с усредненными статистическими данными необходимо изучать временную динамику ансамбля. Это можно сделать различными способами, и один из возможных вариантов приведен на рис. 3. На рисунке изображена динамика 40 выделенных нефронов с поверхности почки. Черными линиями показан случай синхронного режима, а именно ситуация, когда каждый индивидуальный нефрон синхронизирует колебания по крайней мере еще с одним нефроном в течение не менее 10 периодов колебаний (при этом возможно, что синхронизация наблюдается с несколькими нефронами или даже несколькими десятками нефронов). Как следует из рисунка, в разные моменты времени в формировании синхронного кластера могут участвовать разные нефроны. Это позволяет выдвинуть гипотезу о том, что синхронизация нефронных ансамблей обусловлена не только геометрией «деревьев», а скорее, представляет собой некоторый динамический эффект, возможные механизмы возникновения которого на уровне разных деревьев в настоящее время дискутируются с биологами.

В связи с тем, что синхронный кластер охватывает большую группу удаленных структурных элементов почки, дополнительная информация об их динамике может быть получена путем анализа мгновенных фаз колебаний. Такой анализ позволяет, в частности, оценить фазовый сдвиг между колебаниями нефронов, находящихся на расстоянии друг от друга. Как отмечалось в работе [21], для соседних нефронов типичен режим синфазной синхронизации, который наблюдается более чем в 90% экспериментов. Любопытно отметить, что и для удаленных нефронов, принадлежащих единому синхронному кластеру, характерен эффект синфазной (или почти синфазной) динамики. В связи с тем, что представление разностей фаз для больших ансамблей автоколебательных систем является не очень наглядным, на рис. 4 продемонстрированы временные зависимости действительных частей вейвлет-коэффициентов (это представление аналогично $A \cos \varphi$ в классическом спектральном анализе). В соответствии с рисунком, режим синфазной синхронизации наблюдается лишь для отдельных участков экспериментальных записей: несинхронная динамика значительной части нефронов сменяется синхронной и наоборот, то есть мы наблюдаем эффект перемежающейся синхронизации. Для наглядности на рисунке приведены за-

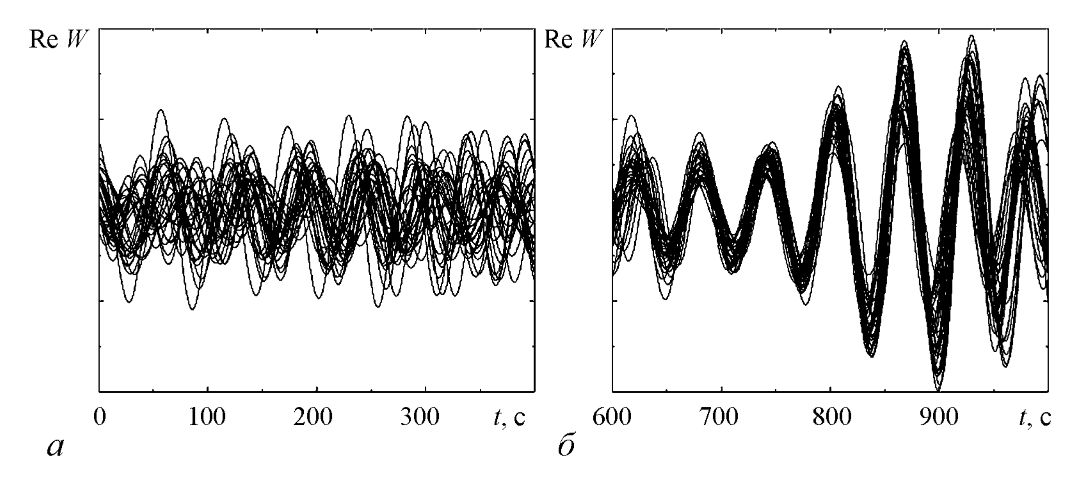


Рис. 4. Временные зависимости действительных частей вейвлет-коэффициентов, позволяющие проиллюстрировать переход от режима несинхронных колебаний значительной части корковых нефронов (*а*) к режиму синфазной синхронизации большой группы структурных элементов почки (*б*)

висимости действительных частей вейвлет-коэффициентов только для тех нефронов, которые принимают участие в формировании кластера. Соответствующие зависимости для нефронов, не демонстрирующих режим синхронных колебаний, не приводятся, чтобы не загромождать рисунок.

3. Заключение

В рамках данной работы проводилось исследование коллективной динамики больших групп нефронов, расположенных на поверхности почки. В ходе экспериментов, проводившихся в Институте Панум (Университет Копенгагена), были зарегистрированы сигналы, отражающие скорость кровотока в артериолах нескольких десятков корковых нефронов. Далее с помощью метода вейвлет-анализа осуществлялось выделение мгновенных частот ритмов колебаний, обусловленных механизмом КГОС. Построение полученных частотных зависимостей на одном графике позволяет определить участки времени, в течение которых часть нефронов синхронизирует свои колебания, и мгновенные частоты соответствующих ритмов подстраиваются. В ходе проведенных исследований было установлено, что в формировании кластеров синхронной динамики корковых нефронов участвуют структурные элементы, относящиеся к разным нефронным «деревьям», а захват частот и фаз колебаний в коллективной динамике нефронов происходит на определенных участках экспериментальных записей. При этом было обнаружено, что значительные группы нефронов, расположенные на разных участках поверхности почки, демонстрируют эффект синфазной синхронизации колебаний.

Важно отметить, что сам по себе эффект формирования кластера синхронизации большой группы корковых нефронов не является случайным наблюдением – этот вывод сделан на основе анализа данных экспериментов на пятнадцати крысах, и в каждом случае фиксировалось наличие синхронной динамики по крайней мере для десяти процентов нефронов, расположенных на поверхности почки. Остается непонятным, участвуют ли в формировании синхронного кластера глубинные нефроны?

Для них характерны более длинные петли обратной связи, что сопровождается более длительным движением фильтрата по канальцам и меньшими значениями частоты колебаний, связанных с механизмом канальцево-гломерулярной обратной связи. Не исключено, что глубинные нефроны демонстрируют режимы синхронной динамики с несколько отличающимися периодами. Возможным косвенным подтверждением этого предположения служит макроскопическая динамика почки, например, записи величины потока крови в почечных артериях. В данных сигналах можно идентифицировать отдельные ритмические составляющие (по крайней мере при локальном спектральном анализе с применением вейвлет-преобразования) [35], но если бы и корковые, и глубинные нефроны почки принимали участие в формирование единого кластера, следовало бы ожидать более четкого проявления характерного пика в спектре сигнала, отражающего макродинамику почки.

Авторы выражают искреннюю признательность N.-H. Holstein-Rathlou и D.J. Marsh за предоставленные данные и многочисленные дискуссии.

Проводимые исследования были поддержаны Министерством образования и науки РФ в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы (госконтракт П451).

Библиографический список

1. *Блехман И.И.* Синхронизация в природе и технике. М.: Наука, 1981.
2. *Ланда П.С.* Автоколебания в системах с конечным числом степеней свободы. М.: Наука, 1980.
3. *Рабинович М.И., Трубецков Д.И.* Введение в теорию колебаний и волн. М.: Наука, 1984.
4. *Анищенко В.С., Вадивасова Т.Е., Астахов В.В.* Нелинейная динамика хаотических и стохастических систем. Саратов: Изд-во Саратовского университета, 1999.
5. *Пиковский А., Розенблюм М., Куртс Ю.* Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. М.: Техносфера, 2003.
6. *Balanov A., Janson N., Postnov D., Sosnovtseva O.* Synchronization: From simple to complex. Berlin: Springer-Verlag, 2009.
7. *Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Селверстон А., Баженов М.В., Хуэрта Р., Сущик М.М., Рубчинский Л.Л.* Синхронизация в нейронных ансамблях // УФН. 1996. Т. 166, № 4. С. 363.
8. *Schäfer C., Rosenblum M.G., Abel H.-H., Kurths J.* Synchronization in the human cardiorespiratory system // Phys. Rev. E. 1999. Vol. 60. P. 857.
9. *Anishchenko V.S., Balanov A.G., Janson N.B., Igosheva N.B., Bordyugov G.V.* Entrainment between heart rate and weak noninvasive forcing // Int. Journal of Bifurcation and Chaos. 2000. Vol. 10, № 10. P. 2339.
10. *Шмидт Р., Тевс Г.* Физиология человека. М.: Мир, 1996.
11. *Layton H.E., Pitman E.B., Moore L.C.* Limit-cycle oscillations and tubuloglomerular

feedback regulation of distal sodium delivery // Am. J. Physiol. Renal Physiol. 2000. Vol. 278. F287.

12. *Marsh D.J., Sosnovtseva O.V., Mosekilde E., Holstein-Rathlou N.-H.* Vascular coupling induces synchronization, quasiperiodicity, and chaos in a nephron tree // Chaos. 2007. Vol. 17. 015114.
13. *Leyssac P.P.* Further studies on oscillating tubuloglomerular feedback responses in the rat kidney // Acta Physiol. Scand. 1986. Vol. 126. P. 271.
14. *Dilley J.R., Arendshorst W.J.* Enhanced tubuloglomerular feedback activity in rats developing spontaneous hypertension» // Am. J. Physiol. Renal Fluid Electrolyte Physiol. 1984. Vol. 247. F672.
15. *Holstein-Rathlou N.-H., He J., Wagner A.J., Marsh D.J.* Patterns of blood pressure variability in normotensive and hypertensive rats // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 1995. Vol. 269. R1230.
16. *Holstein-Rathlou N.-H., Leyssac P.P.* TGF-mediated oscillations in the proximal intratubular pressure: differences between spontaneously hypertensive rats and Wistar-Kyoto rats // Acta Physiol. Scand. 1986. Vol. 126. P. 333.
17. *Yip K.-P., Holstein-Rathlou N.-H., Marsh D.J.* Chaos in blood flow control in genetic and renovascular hypertensive rats // Am. J. Physiol. Renal Fluid Electrolyte Physiol. 1991. Vol. 261. F400.
18. *Yip K.-P., Marsh D.J., Holstein-Rathlou N.-H.* Low dimensional chaos in renal blood flow control in genetic and experimental hypertension // Physica D. 1995. Vol. 80. P. 95.
19. *Sosnovtseva O.V., Pavlov A.N., Mosekilde E., Holstein-Rathlou N.-H.* Bimodal oscillations in nephron autoregulation // Phys. Rev. E. 2002. Vol. 66. 061909.
20. *Sosnovtseva O.V., Pavlov A.N., Mosekilde E., Yip K.-P., Holstein-Rathlou N.-H., Marsh D.J.* Synchronization among mechanisms of renal autoregulation is reduced in hypertensive rats // Am. J. Physiol. Renal Physiol. 2007. Vol. 293. F1545.
21. *Павлова О.Н., Павлов А.Н., Сосновцева О.В.* Динамика малых групп взаимодействующих нефронов в норме и при почечной гипертонии // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2010. Т. 18, № 6. С. 3.
22. *Fercher A.F., Briers J.D.* Flow visualization by means of single-exposure speckle photography // Opt. Commun. 1981. Vol. 37. P. 326.
23. *Briers J.D., Webster S.* Laser speckle contrast analysis (LASCA): a nonscanning, full-field technique for monitoring capillary blood flow // J. Biomed. Opt. 1996. Vol. 1. P. 174.
24. *Frerichs K.U., Feuerstein G.Z.* Laser Doppler flowmetry: a review of its application for measuring cerebral and spinal cord blood flow // Mol. Chem. Neuropathol. 1990. Vol. 12. P. 55.
25. *Zimnyakov D.A., Briers J.D., Tuchin V.V.* Speckle technologies for monitoring and imaging of tissues and tissuelike phantoms // Handbook of Optical Biomedical Diagnostics PM107 / Ed. by V.V. Tuchin. Bellingham, WA: SPIE Press, 2002. P. 987.

26. *Zimnyakov D.A., Tuchin V.V.* Laser tomography // Medical Applications of Lasers / Ed. by D.R. Vij and K. Mahesh. Boston, MA: Kluwer, 2002. P. 147.
27. *Yaoeda K., Shirakashi M., Funaki S., Funaki H., Nakatsue T., Abe H.* Measurement of microcirculation in the optic nerve head by laser speckle flowgraphy and scanning laser Doppler flowmetry // Am. J. Ophthalmol. 2000. Vol. 129. P. 734.
28. *Dunn A.K., Bolay H., Moskowitz M.A., Boas D.A.* Dynamic imaging of cerebral blood flow using laser speckle // Cereb. Blood Flow Metab. 2001. Vol. 21. P. 195.
29. *Mallat S.G.* A wavelet tour of signal processing. New York: Academic Press, 1998.
30. *Addison P.S.* The illustrated wavelet transform handbook: applications in science, engineering, medicine and finance. Philadelphia: IOP Publishing, 2002.
31. *Kaiser G.* A friendly guide to wavelets. Boston: Birkhäuser, 1994.
32. *Короновский А.А., Храмов А.Е.* Непрерывный вейвлетный анализ и его приложения. М.: Физматлит, 2003.
33. *Pavlov A.N., Makarov V.A., Mosekilde E., Sosnovtseva O.V.* Application of wavelet-based tools to study the dynamics of biological processes // Briefings in Bioinformatics. 2006. Vol. 7. P. 375.
34. *Павлов А.Н., Павлова О.Н., Сосновцева О.В.* Взаимодействие ритмов в динамике структурных элементов почек // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2007. Т. 15, № 2. С. 14.
35. *Павлов А.Н., Сосновцева О.В., Анисимов А.А., Павлова О.Н.* Динамика почечного кровотока на микро и макроскопическом уровнях // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2008. Т. 16, № 1. С. 3.

Саратовский государственный университет, Институт Панум (Университет Копенгагена, Дания)

Поступила в редакцию 12.01.2010

SYNCHRONIZATION OF OSCILLATIONS IN THE DYNAMICS OF ENSEMBLES OF SURFACE NEPHRONS

O.N. Pavlova, A.N. Pavlov, A.A. Anisimov,
A.I. Nazimov, O.V. Sosnovtseva

Based on the analysis of experimental data we study the collective dynamics of ensembles from several tens nephrons located on a kidney surface. Using wavelet-analysis, the phenomenon of locking of instantaneous frequencies and phases is studied that is caused by the tubulo-glomerular feedback. It is shown that structural units of the kidney related to distinct nephron trees participate in clusters formation. The entrainment of frequencies and phases of oscillations for large groups of nephrons occurs only for some fragments of experimental data. It is stated that significant groups of nephrons placed in different areas of kidney surface demonstrate the phenomenon of in-phase synchronization.

Keywords: Nephrons, renal blood-flow autoregulation, wavelet-analysis, synchronization.



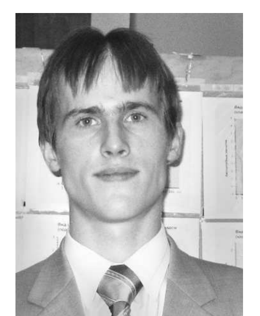
Павлова Ольга Николаевна – родилась в Саратове (1985). Окончила физический факультет Саратовского университета по специальности биохимическая физика (2007). В настоящее время работает ассистентом на кафедре радиофизики и нелинейной динамики СГУ. Область научных интересов: динамика биологических систем. Имеет около 20 работ, опубликованных в отечественной и зарубежной печати.

410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
E-mail: pavlova_olya@yahoo.com



Анисимов Алексей Александрович – аспирант кафедры радиофизики и нелинейной динамики физического факультета СГУ (специальность «биофизика»). Инженер кафедры. Область научных интересов: динамика биологических систем, анализ временных рядов.

410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
E-mail: alexey.a.anisimov@gmail.com



Назимов Алексей Игоревич – студент 5-го курса физического факультета СГУ. Область научных интересов: методы анализа структуры сигналов, динамика биологических систем. Соавтор 3 статей по данной тематике.

410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
E-mail: Nazimov191288@yandex.ru



Сосновцева Ольга Владимировна родилась в 1966 году. Окончила физический факультет Саратовского университета (1989). Защитила кандидатскую диссертацию (1996). Неоднократно работала за рубежом: в Германии, Дании и Южной Корее. В настоящее время работает в Датском техническом университете (г. Люнгбю). Научные интересы – явления самоорганизации в ансамблях нелинейных хаотических и стохастических систем; особенности синхронизации хаотической динамики и стохастических процессов, динамика биологических систем. Имеет около 70 публикаций в отечественной и зарубежной печати.

Denmark 1017 Copenhagen, Norregale 10, Postbox 2177
Panum Institute, University of Copenhagen
E-mail: olga@sund.ku.dk